ПАРАЗИТОЛОГИЯ, X, 3, 1976

УДК 576.895.132 : 575.322

АДАПТАЦИИ ПОЛОВОЙ СИСТЕМЫ METASTRONGYLUS ELONGATUS В СВЯЗИ С УСЛОВИЯМИ ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ

А. И. Колеватова

Кировский сельскохозяйственный институт, г. Киров

У *Metastrongylus elongatus* наибольшую часть длины половых трубок составляют матки, которые в 2.5 раза превышают длину тела. Длинная матка обеспечивает формирование яиц, способных длительное время сохраняться во внешней среде.

Нематоды характеризуются большими различиями экологии размножения, и от этого во многом зависит конечная продуктивность их половой системы.

Организация женских половых трубок у них многообразна и коррелируется с экологической и таксономической их характеристикой (Парамонов, 1962). Знание этих корреляций необходимо, чтобы осмыслить и оценить факторы, обеспечивающие выживаемость особей и популяции, и определить возможности и формы их использования в организации противонематодных мероприятий.

В этом отношении представляет интерес нематода *Matastrongylus elongatus* из легких свиней. Яйца этого вида характеризуются толстой оболочкой сложного строения. В яйцевых оболочках личинки сохраняются во внешней среде до трех лет (Тиунов, Солоницына, 1971). Данные свойства рассматриваются как адаптация к сложным условиям индивидуального развития и, естественно, должны обеспечиваться определенными структурами половой системы. Однако этот вопрос остается одним из наименее изученных. Скрябин и соавторы (1952) указывают на недостаточность познания строения полового аппарата надсемейства *Metastrongyloidea*. В литературе сведения о половой системе метастронгилюсов ограничиваются материалами по гистологическому строению стенок органов половой трубки *M. salmi* (Пуляевская, 1969) и исследованиями Доуэрти (Dougherty, 1949) по изучению строения яйцемета и влагалища в связи с разработкой вопросов филогении надсемейства. В настоящей статье изложены результаты по изучению плана строения половой системы у самок *M. elongatus*, степени развития отдельных ее органов и некоторые особенности эмбриогенеза, обеспечивающие формирование половой продукции, коррелирующей с последующими этапами биологического цикла.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

С целью изучения плана строения половой системы *M. elongatus* исследовали половозрелых самок из поросят, убитых через 60 дней после заражения. Гельминтов фиксировали в жидкости Барбагалло. За 1—2 суток до исследований их помещали в глицерин-воду 1 : 1, а перед изучением переносили в воду для лучшего отслоения кутикулы. Измеряли длину и ширину тела, длину пищевода и хвоста, определяли длину трофико-генитального отдела тела. Затем, пользуясь стереомикроскопом МБС-1 с увеличением 12.5×2, тонкими препаровальными иглами отпрепаровывали половые трубки. Устанавливали их расположение в полости тела червя. Измеряли длину яичников, маток, влагалища, длину и ширину овоцитов, зрелых и незрелых яиц из разных участков матки. Все результаты промеров обработали статистически. Определяли степень развития яичников и маток по отношению к длине тела и трофико-генитального отдела тела.

Отпрепарированные половые трубки после измерений или окрашивали полихромной синькой и заключали в глицерин-воду, или сразу помещали в глицерин-воду. На таких препаратах изучали морфологию яичников и степень развития яиц в матке.

В личинках, развивающихся в эмбриональный период, определяли наличие жира по методу Костюк (1964). Для определения момента, когда личинки приобретают способность к развитию в промежуточном хозяине, заражали червей-навозников *Eisenia foetida* извлеченными из маток яйцами с вполне развитыми личинками, но с разной степенью формирования яйцевых оболочек. При последующем вскрытии червей определяли их зараженность и степень развития в них личинок.

При выявлении особенностей в строении половой системы *M. elongatus* и развития в ней зародышевых элементов изучали в сравнительном аспекте план строения половой системы и формирование яиц в ней у самок *Dictyocaulus viviparus* (надсем. *Trichostrongyloidea*). В отличие от метастронгилюсов личинки этого гельминта покидают яйцевые оболочки еще в организме хозяина и при выходе во внешнюю среду способны к сапрофитному питанию.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Проведенные исследования позволяют характеризовать половую систему самок *M. elongatus* следующим образом. Она дидельфна. Половые трубки, передняя и задняя, лежат вдоль длинной оси тела одна напротив другой. Такое положение половых трубок Парамонов (1962) именует как оппонирующее и считает типичным для нематод. В половых трубках последовательно расположены яичник, яйцевод, матка. Матки связаны общим выводящим протоком — непарным яйцеметом и влагалищем, которое открывается на заднем конце тела половым отверстием. Расположение органов половых трубок вдоль тела червя строго определенное (рис. 1). Они заполняют только полость трофико-генитального отдела червя.

Яичники, начинаясь на уровне средины тела, иногда заходят один за другой на 1—2 мм или, наоборот, не соприкасаясь верхушками, направляются в противоположные концы: передний яичник — к переднему концу, достигая почти уровня дистального конца пищевода, а задний — к заднему, несколько заходя за проксимальный конец влагалища. Оба яичника имеют сходные размеры (табл. 1). Общая длина их несколько меньше длины тела.

За яичником следует яйцевод, который функционально и морфологически разделен на два отдела: постовариальное устье и семеприемник. Гонады, резко сужаясь, образуют постовариальное устье, в области которого половые трубки загибаются в противоположные стороны, что характерно для так называемых обращенных половых трубок. Загнутый конец постовариального устья расширяется в семеприемник с толстыми стенками. Он хорошо заметен при микроскопировании половых трубок, окрашенных полихромной синькой и просветленных в глицерин-воде, у оплодотворенных самок он заполнен спермиями (рис. 2).

Дистальный конец семеприемника переходит в матку. Преутериального устья нет. За начало матки считаем ту часть половой трубки, в которой начинается процесс дробления в яйце. Передняя матка простирается от семеприемника назад до изгиба задней матки, затем снова поворачивает обратно и, не доходя до семеприемника, снова делает петлю

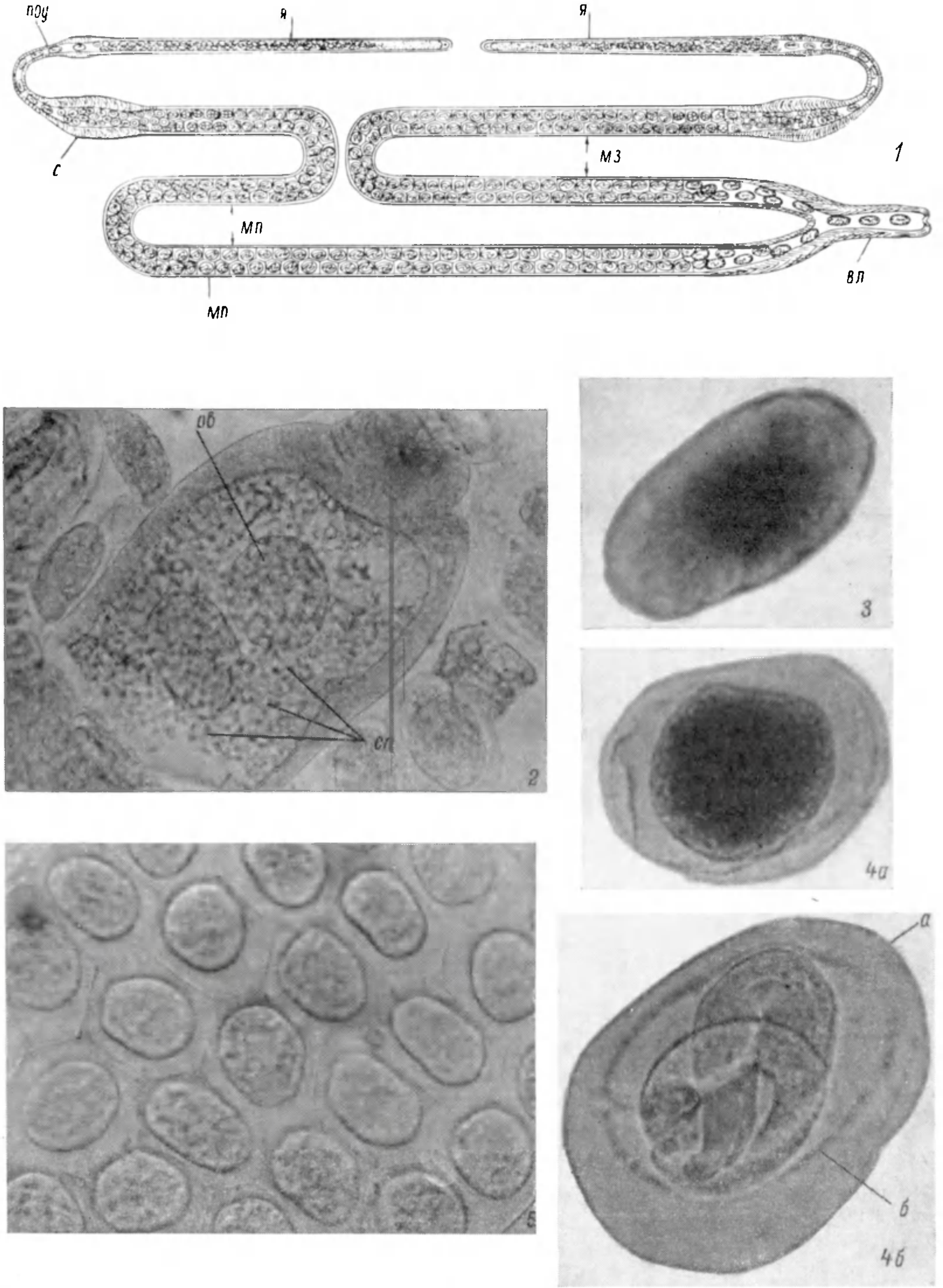

Рис. 1—5.

1 — половая система *M. elongatus*. *я* — яичник; *поу* — постовариальное устье; *с* — семеприемник; *мп* — матка передняя; *мз* — матка задняя; *вл* — влагалище с яйцеметом; *2* — семяприемник об. 40, ок. 10. *ов* — овоцит, *сп* — сперматозоиды. *3* — овоцит, *4* — яйца *M. elongatus* с развивающимися зародышами об. 90, ок. 10. *4а* — яйцо с 1 бластомером; *4б* — яйцо незрелое с личинкой; *а* — мембрана оплодотворения, *б* — грубогранулированный внутренний слой оболочки. *5* — расположение яиц в матке об. 40, ок. 10.

Таблица 1

Результаты измерений яичников и маток у *Metastrongylus elongatus* и *Dictyocaulus viviparus*

Наименование измерений	Вид нематод	
	M. elongatus (n = 30)	D. *viviparus* (n = 9)
Длина тела (в мм)	32.8±0.7	70.0±1.5
Длина трофико-генитального отдела тела (в мм)	32.2±0.5	68.2±1.5
Длина яичников (в мм)		
переднего	15.4±0.3	34.8±1.5
заднего	15.1±0.2	30.6±0.8
общая	30.5±0.4	65.4±2.3
Длина маток (в мм)		
передней	42.6±0.7	33.4±1.3
задней	39.3±0.6	29.1±0.7
общая	81.9±1.1	62.5±1.2
Длина яичников / Длина тела (в %)	93.0±1.4	93.3±2.3
Длина яичников / Длина трофико-генитального отдела тела (в %)	95.31±1.3	95.9±2.3
Длина матки / Длина тела (в %)	250±4.3	89.2±1.3
Длина матки / Длина трофико-генитального отдела тела (в %)	257±4.3	91.5±1.2

и тянется к заднему концу тела. Средняя длина ее 42.6 мм. Задняя матка от семяприемника направляется к заднему изгибу передней матки, делает поворот в обратную сторону и на заднем конце, соединяясь с передней маткой, образует непарный яйцемет, переходящий во влагалище (рис. 1). Задняя матка несколько короче передней и составляет в среднем 39.3 мм.

Яичники метастронгилюсов полипропагативного типа. Овоциты в них в начале очень мелкие с многорядным расположением вокруг рахиса. С удалением от переднего конца яичника они увеличиваются в размере, становятся ясно заметными множественные поперечные серии из них, вокруг рахиса и ближе к концу эти серии легко отделяются. По мере созревания овоцитов количество их в поперечной серии уменьшается до 6 и даже до 4. В конце яичника овоциты обособляются и приобретают овальную форму (рис. 3). С поверхности они покрыты эластичной оболочкой и при продвижении через узкий просвет постовариального устья способны изменять свою форму. В семеприемнике зрелые овоциты оплодотворяются.

После проникновения сперматозоида в овоцит приподнимается мембрана оплодотворения. Яйцо, как и овоцит, сохраняет овальную форму, а бластомер округляется. Между бластомером и мембраной оплодотворения становится заметным грубогранулированный овальной формы внутренний слой яйцевой оболочки (рис. 4). В таких яйцевых оболочках быстро формируются личинки, их хорошо видно в яйцах первой трети длинны матки.

После формирования в яйце личинки мембрана оплодотворения и гранулированный внутренний слой сохраняют свой первоначальный вид. Наружная оболочка эластична и сравнительно далеко отстоит от личинки (рис. 4 *а*). Яйца с такими оболочками крупнее овоцитов и зрелых яиц, что видно из табл. 2. Они так заполняют просвет матки, что эластичная наружная оболочка приобретает форму многоугольника, а сами яйца плотно прилегают друг к другу и к стенкам матки. Своим расположением они напоминают расположение ячеек в пчелиных сотах (рис. 5).

Это, видимо, обеспечивает наиболее экономное использование просвета матки и, возможно, наиболее тесные связи стенки матки с яйцами. При окрашивании полихромная синька быстро проникает через такие оболочки яиц и кутикулу личинок, окрашивая последние.

Таблица 2

Размер овоцитов и яиц *Metastrongylus elongatus* и *Dictyocaulus viviparus*

Наименование зародышевых элементов	Длина (в мм)	Ширина (в мм)
Овоцит *M. elongatus*	0.046±0.001	0.036±0.001
Яйцо незрелое с личинкой	0.070±0.001	0.054±0.002
Яйцо зрелое с личинкой	0.053±0.000	0.037±0.000
Овоцит *D. viviparus*	0.083±0.001	0.042±0.001
Яйцо незрелое с личинкой	0.087±0.001	0.040±0.000
Яйцо зрелое с личинкой	0.087±0.000	0.051±0.000

Примечание. Сделано по 25 промеров.

Концевые участки матки и вагина заполнены зрелыми яйцами, которые лежат в них свободно. Через их оболочку полихромная синька проникает медленно, и личинки долгое время не окрашиваются. Замедление окрашивания личинок свидетельствует об уменьшении проницаемости яйцевых оболочек и кожных покровов личинок.

Таким образом, у *M. elongatus* часть матки заполнена яйцами с личинками, у которых не сформировались плотные яйцевые оболочки. Личинки в этих участках маток морфологически сходны с личинками в зрелых яйцах, но кутикула их более проницаема. Личинки из таких яиц при заражении промежуточных хозяев — червей-навозников продолжают индивидуальное развитие и достигают инвазионной стадии. Более того, яйца с неоформленными окончательно оболочками сохранялись на влажной фильтровальной бумаге более недели, а личинки из них нормально развивались в промежуточном хозяине. Однако они не выдерживали даже кратковременного высушивания. Это свидетельствует о том, что личинки заканчивают биологическое развитие в материнском организме раньше окончательного формирования яйцевых оболочек. Задержка развития яйцевых оболочек, сохранение ими повышенной проницаемости после формирования в них личинок, видимо, зависят от каких-то особых причин.

Окрашивая личинки в таких яйцевых оболочках на жир, выяснили, что в них имеются жировые гранулы. Первоначально видны хорошо обособленные гранулы в стенке среднего кишечника, затем количество жира в гранулах настолько увеличивается, что границы между ними становятся почти незаметными. Появляются многочисленные мелкие жировые гранулы в стенке кожно-мускульного мешка и вся личинка приобретает оранжевую окраску, за исключением пищевода, который очень слабо окрашивается на жир. Увеличение жировых гранул в теле личинок свидетельствует о накоплении ими резервных питательных веществ.

При изучении строения половой системы у самок *Dictyocaulus viviparus* установили, что она, как и у метастронгилюсов, дидельфна с продольно оппонирующим положением половых трубок (рис. 6). Яичники начинаются почти посредине длины тела гельминта и направлены к переднему и заднему концам. Они составляют 93.3% от длины тела червя, т. е. отношение длины яичника к длине тела червя такое же, как у метастронгилюсов (табл. 1). Половые трубки обращенные, они загибаются в противоположные стороны в области постовариального устья и следуют друг другу навстречу. Большую часть обращенных трубок образуют матки, длина которых несколько короче яичников и составляет 89.2% от длины тела червя. Они не образуют петель, как у метастронгилюсов, а имеют вид прямых трубок, переходящих во влагалища с яйцеметами, открывающимися половым отверстием почти посредине тела. Яйца по всей длине матки лежат свободно, оболочки их не соединяются между собою и со стенкой матки. Личинки формируются в передней половине маток. Размер яиц с личинками почти не отличается от размера овоцитов (табл. 2). Такого уменьшения размера яиц, которое имеет место у метастронгилюсов при уплотнении оболочек перед выходом во внешнюю среду, у диктиокаулюсов нет.

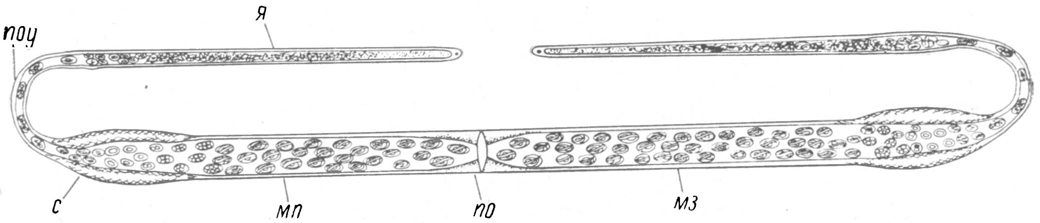

Рис. 6. Половая система *D. viriparus.*

я — яичник; *поу* — постовариальное устье; *с* — семеприемник; *мп* — матка передняя; *мз* — матка задняя; *по* — половое отверстие.

ОБСУЖДЕНИЕ И ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты исследований половой системы *M. elongatus* показали, что наибольшую часть половых трубок у них составляют матки, которые в 2.5 раза превышают длину тела и более чем в 2.5 раза длину трофикогенитального отдела тела. При этом половые трубки в целом и матки сохраняют оппонирующее положение, т. е. их расположение сходно с расположением половых трубок у диктиокаулюсов, хотя половое отверстие у первых расположено на заднем конце тела. Это не совпадает с представлениями Шульца, который считает, что у метастронгилоидей с перемещением полового отверстия на задний конец тела матки становятся параллельными.

Полученные данные свидетельствуют о том, что хотя у метастронгилюсов половое отверстие и переместилось на задний конец тела, матки сохранили оппонирующее положение и только их дистальные концы следуют параллельно друг другу. Перемещение полового отверстия на задний конец тела связано с удлинением маток без изменения расположения их передних концов, что, видимо, обусловлено особенностями в формировании половых продуктов.

Изучение формирования яиц в матках показало, что в длинных матках этого гельминта формирование яйцевых оболочек значительно отстает от развития в них личинок. После того как в яйцах разовьются личинки, оболочки их сохраняются рыхлыми, легко проницаемыми, а яйца в матке остаются настолько плотно соединенными друг с другом и со стенкой матки, что при раздавливании их личинки освобождаются из яйцевых оболочек, но не устраняются связи между яйцевыми оболочками соседних яиц. Личинки в этих участках маток накапливают резервные питательные вещества в форме жира. Монне (Monne, 1959) доказывает, что резервные питательные вещества личинки метаболизируют в эмбриональный период при разрушении митохондрий.

На основании этого мы полагаем, что задержка в окончательном формировании яйцевых оболочек у метастронгилюсов в эмбриональный период развития обусловливается необходимостью накопления резервных питательных веществ личинками, что находится в тесной связи с условиями постэмбрионального развития. Личинки этих гельминтов не имеют условий для питания во внешней среде до попадания яиц в организм промежуточного хозяина.

Яйца метастронгилюсов характеризуются толстыми оболочками. Химический состав этих оболочек сложен и своеобразен. Монне (1959) выявил в оболочках этих яиц грамположительный фибриноподобный белок и арсеинположительный эластикоподобный белок, который связан с полисахаридом и является, по его мнению, предшественником хитина, содержащим кислый мукополисахарид. По химическому составу яйцевые оболочки данного гельминта много сложнее яйцевых оболочек диктиокаулюсов и даже аскарид. Формирование столь сложного строения яйцевых оболочек обеспечивает длительное сохранение яиц метастронгилюсов во внешней среде.

Адаптации метастронгилюсов к сохранению во внешней среде обусловливаются такими эмбриональными приспособлениями, как формирование сложного строения яйцевых оболочек и накопление личинками резервных питательных веществ, что стало возможным при удлинении маток. Матки, сохранив продольно оппонирующее положение, характерное для своих предковых форм, увеличились в длину за счет образования петель и перемещения полового отверстия на задний конец тела.

В пользу этого положения свидетельствуют данные по изучению строения половой системы *D. viviparus* и характеристика их половых продуктов. Этот гельминт имеет сходное расположение половых трубок с метастронгилюсами, но матки у него короткие и половое отверстие открывается посредине тела. Яйца в матках по всей длине лежат свободно. При малейшем повреждении стенки матки они выходят из нее даже без последующего механического воздействия. В яйце личинки формируются в первой половине маток. Яйцевые оболочки у них тонкие в виде мембраны и более простого строения в сравнении с яйцевыми оболочками метастронгилюсов. Монне (1959) установил наличие в них грамположительного белка и отсутствие хитина и предшественников хитина. Личинки из яйцевых оболочек освобождаются еще в организме хозяина и при выходе во внешнюю среду переходят на сапрофитное питание. В связи с этим они не образуют резервных питательных веществ (Монне, 1959). Эти особенности диктиокаулюсов в формировании зародышевых элементов обеспечиваются в короткой матке, которая менее длины тела червя.

Проведенные исследования показывают, что различия, выявленные в строении половых путей у самок метастронгилюсов и диктиокаулюсов, сопровождаются и различиями в эмбриональном развитии. Длинная матка у метастронгилюсов обеспечивает формирование яиц, способных длительное время сохраняться во внешней среде. Короткая матка у диктиокаулюсов обеспечивает формирование яиц, из которых личинки освобождаются в организме хозяина и способны к питанию во внешней среде. Это дает основание считать, что длина маток у рассмотренных видов нематод коррелирует с их экологической характеристикой в период пребывания вне организма хозяина, а сама организация половой системы носит выраженный адаптивный характер.

Литература

Костюк Н. А. 1964. Методика тотального окрашивания жира в органах некоторых нематод. Зоолог. журн., 46 (6) : 929—930.

Парамонов А. А. 1962. Основы фитогельминтологии. Изд. АН СССР, М. : 1—479.

Пуляевская Н. В. 1969. Микроскопическое строение полового тракта самок нематод Metastrongylus salmi (Strongylata) и Spirocerca lupi (Spirurata). Тр. ГЕЛАН СССР. М., 20 : 110-122.

Скрябин К. И., Шихобалова Н. П., Шульц Р. С., Попова Т. И., Боев С. Н., Делямуре С. Л. 1952. Определитель паразитических нематод, т. 3. Стронгиляты. М. : 1—890.

Тиунов В. И., Солоницына В. Ф. 1971. Продолжительность сохранения яиц метастронгилюсов на пастбище. Профилактика болезней с.-х. жив. Тр. Кировского и Пермского СХИ. Киров : 93—98.

Dougherty E. C. 1949. The phylogeny of the Nematode family Metastrongylidae Leiper (1909): A correlation of host and symbiote evolution. Parasitology, 39 (3—4) : 222—234.

Monne L. 1959. On the formation of the egg envelopes and the early development of the lungworms Dictyocaulus viviparus, D. filaria and Metastrongylus elongatus. Ark. Zoolog. 3, ser. 2, 122 : 99—122.

ADAPTATIONS OF THE GENITAL SYSTEM OF METASTRONGYLUS ELONGATUS IN CONNECTION WITH THE CONDITIONS OF POSTEMBRYONAL DEVELOPMENT

A. I. Kolewatowa

SUMMARY

A topography of the genital system of *Metastrongylus elongatus* is described in comparison with the genital system of *Dictyocaulus viviparus*. It is established that in these species of helminths the genital tubes have a similar location but in *Metastrongylus elongatus* takes place an uterus lenthening caused by the transference of the genital orifice to the hind end of the body. Its total length is 2.5 as long as the body length of the worm. This phenomenon is regarded as an adaptation providing this species a possibility to produce eggs which can for a long time exist in the environment.